© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Stapfia 28	59 - 77	28. 12. 1992

Paläobotanische Aspekte zur Evolution und Verbreitung kretazischer Angiospermen

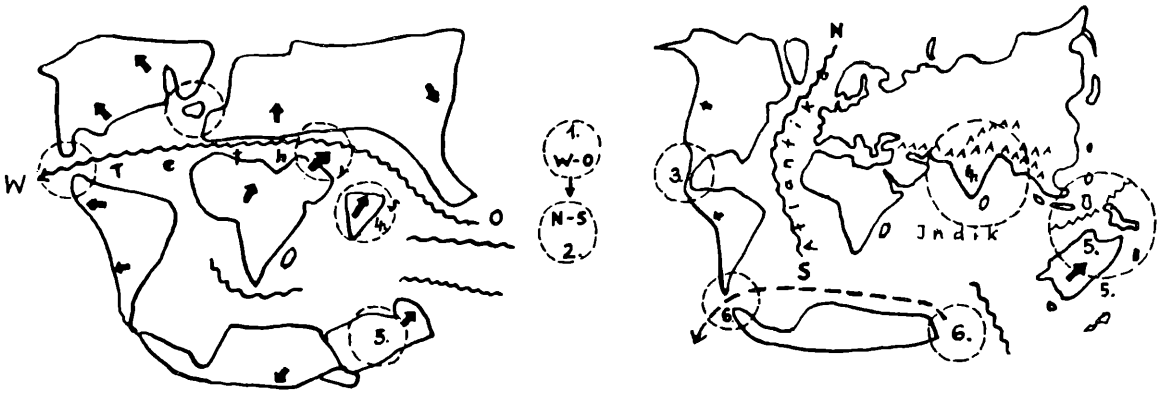
WILFRIED KRUTZSCH, Berlin

Der Paläobotaniker hat nicht nur die taxonomisch-morphologisch-anatomische Untersuchung fossiler Pflanzenreste und ihre Eingruppierung in das System der Pflanzenwelt zur Aufgabe, sondern auch die Hinterfragung all seiner Ergebnisse in historischer Sicht. Er muß also geowissenschaftliche und biowissenschaftliche Prinzipien in Einklang bringen und dies nicht nur im Sinne einer biostratigraphischen Hilfswissenschaft für die Geologie. Da die Pflanzenwelt voll an das Klima gekoppelt ist, kommen paläoklimatologischen Untersuchungen, Auswertungen und Diskussionen erstrangige Bedeutung zu.

Die heutigen ökoklimatologisch bedingten Verbreitungsmuster der großen Hauptvegetations- und Klimazonen im S. von WALTER 1962 - Tropische Regenwälder (I) - Monsunwälder(II/V) - Savannen (II)- Wüsten (III)- Hartlaubzone (IV)- sowie die Gebiete der temperaten und borealen Vegetation (VI, VIII, IX) und die der winterkalten Trockengebiete, vor allem der innerkontinentalen Steppen (VII) — sind das Produkt vielschichtiger historischer Prozesse, in deren Verlauf sie sich in einem sehr langen Zeitraum von über 120 ma nach Inhalt (floristischem Bestand), Vegetationshabitus und räumlichen Verbreitungsmustern allmählich zu dem entwickelt haben, wie sie uns heute vorliegen. Dabei sind einige Geofloren früher, andere später entstanden; die meisten haben ständige evolutionäre Wandel hinsichtlich ihres Sippenbestandes und ihrer räumlicher Ausdehnung erfahren, manche sind konservativer in beiderlei Hinsicht. Viele der genannten Klima- und Hauptvegetationszonen bzw. -gebiete sind untereinander durch Übergänge miteinander verbunden. Darüber hinaus gibt es nicht nur Einzelformen, auch unter den Angiospermen, sondern sogar ganze Klima- und Vegetationszonen, die im historischen Ablauf völlig erloschen sind bzw. sich so verändert haben, daß sie in ihrer ursprünglichen Gestalt kaum oder gar nicht mehr erkannt werden können. Und gerade solche haben für die Gesamtgenese der heutigen Floren-und Vegetationsbelts eine nicht unbedeutende Rolle gespielt. Nur sind sie bisher in dieser ihrer wichtigen Eigenschaft noch kaum richtig erfaßt und beachtet worden. Der wohl wichtigste dieser fossilen Klima- und Vegetationsbelts ist der südlaurasisch nordtethyanische, der über einen Zeitraum von mehr als 50 ma zu den wichtigsten Genpools der Angiospermen-Entwicklung gehört hat. In ihm haben viele Angiospermenfamilien - nach den bislang vorliegenden Fossilfunden zu urteilen - ihr Ursprungsgebiet und strahlen von hier aus in äquatoriale bzw. in die anderen extratropischen, d.h. die diversen temperaten Gebiete und Zonen aus, aber andererseits auch über den Äquator hinweg bis in die Südhemisphäre. Natürlich gibt es auch einige umgekehrte Ausbreitungen, die vom Süden ausgehen und in den Norden ausstrahlen (z.B. Aquifoliaceen).

Mit Beginn der Angiospermenentwicklung, insbesondere mit ihrer raschen Ausbreitung in der Kreidezeit, entstand eine völlig neue Differenzierungs- und Evolutionsetappe der globalen Floren- und Vegetationsverteilung. Dies hat sich in Abhängkeit von den paläogeographischen, orogenetischen, d.h. plattentektonisch gesteuerten globalen Geoprozessen durch das Tertiär hin fortgesetzt (Abb. 1). Dabei kommt (1.) dem sukzessiv erfolgenden

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at



① West- Ost- Ozean (Tethys) zu:
② Nord- Süd- Ozean (Atlantik)
③ Verbindung von N. u. S.- Amerika (ab dem Pliozän voll ausgebildet)
④ Drift von Indien nach Norden
⑤ Drift von Australien nach Norden
⑥ Entstehung einer antarktischen Konvergenzströmung

Abb. 1 Schema - Skizzen zu den wichtigsten Geoprozessen, die Klima und Vegetation beeinflussen.

Zerfall der Tethys als warmem W-O-Zentralozean in mittl. Breiten ab Oligozän (d.h. seit ca. 25 ma), verbunden mit der Kontinentverbindung Afrika Eurasien im Vorderen Orient und den bekannten Folgeerscheinungen (Gebirgsbildungen, Aridisierungen) eine ökoklimatologische Schlüsselrolle auf der nördlichen Hemisphäre zu. Des weiteren stellen (2.) der Aufriß des Atlantiks im Süden und Norden, (3.) die schließlich volle Verbindung beider Amerikas, (4.) die Nordverdriftung des indischen Subkontinents an Ostafrika vorbei bis hin zur Anlandung an resp. Kollision mit Eurasien, (5.) die gleichsinnige, nur zeitlich später und weiter östlich erfolgende Norddrift des australisch-irianischen Kontinents und (6.) die dadurch mitentstehende antarktische Konvergenzströmung ab mittlerem Tertiär weitere herausragende, global auf Klima-und Vegetationsverteilungsmuster sich auswirkende Ereignisse dar. Hinzu tritt selbstverständlich (7.) die allgemeine Klimaabkühlung im Tertiär bis hin zu den quartären Eiszeit-Ereignissen. Alle diese das Antlitz der Erd-, d.h. insbesondere der Landoberflächen und ihrer Vegetationsdecke entscheidend verändernden Geoprozesse sind die bestimmenden historischen Faktoren, die letztendlich die heutige geographische und ökoklimatologische Situation als Resultat bedingen und die Grundlage für die derzeitigen zonalen und azonalen Floren- und Vegetationsverteilungen sind. Dabei hat der letzte bedeutende Entwicklungsabschnitt erst in jüngster geologischer Zeit, im Quartär, stattgefunden, bedingt durch die mehrmaligen gewaltigen zonalen Vegetationsverschiebungen in mittleren bis höheren Breiten beider Hemisphären (Entwaldungen und Wiederbesiedelungen) infolge der extremen Abkühlungen und Klimaschwankungen. Wichtig ist dabei der erst ab Endtertiär erfolgte erstmalige breite Aufriß des borealen Mischwald- und Nadelwaldgürtels, besonders in Eurasien, verbunden mit der weitflächigen Verbindung von azonalem Steppengebiet und dem entstehenden "späteren" Tundra-Raum im Norden. Dagegen kam es in mittleren Breiten zur Entstehung einer ebenfalls, allerdings lokal schon lange bestehenden und jetzt nur stark ausgeweiteten Verbindung von Steppengebieten mit der Mediterraneis bis hin zu den zonalen Passat Trockengebieten

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

(letzte Etappe der sippenmäßigen Bestands- Ausbildung und Auffüllung der heutigen Mediterran-Flora durch Steppenimigranten). Ferner sind von besonderer Bedeutung im Quartär die eustatischen Meeresspiegelschwankungen, die speziell in SO-Asien zur Freilegung großer Schelfmeer-Flächen in Zeiten der Hochglaziale geführt haben, d.h. zur Vervielfältigung des Lebensraumes der immerfeuchten äquatorialen Tropenzone, - ganz im Gegensatz zu Afrika und Südamerika, wo in den Hochglazialen gerade der umgekehrte Effekt eingetreten ist: Reduktion der Feuchttropen zugunsten der wechselfeuchten Savannenräume.

Dies wirft natürlich die Frage nach der Entwicklungsschub-Bedeutung früherer Klimadepressionen auf, z.B. für den Zeitraum der mittleren Kreide, d.h. für eine der ersten Entwicklungsphasen der Angiospermen. In der mittleren Kreide soll es wiederholt zu kräftigeren Klimawechseln - wenn auch nicht quartären Ausmaßes - gekommen sein (u.a. KEMPER 1987).

Die Geschichte der Angiospermen ist insgesamt ein über ca. 120 ma verlaufender, vielphasiger Prozeß mit diversen (ca. 7-8) großen Entwicklungsschüben, die sich über den gesamten Zeitraum verteilen und die voll in die großen Geoprozesse eingebunden, d.h. durch sie hauptsächlich mitinitiiert resp. allein durch sie verursacht sind. Es genügt also nicht mehr, nur zu fragen, wie alt eine bestimmte Sippe sei, unabhängig davon, ob es sich um eine Art, Gattung, eine Familie oder eine noch höhere taxonomische Einheit handelt (s.u.), sondern auch, in welcher konkreten Etappe der Angiospermenentwicklung sie erstmalig auftrat und darüber hinaus, in welchem Teil der Welt dies geschah, denn weltweit geschieht kaum etwas gleichsinnig und gleichzeitig. Noch J. MULLER (1970, 1981) stellte, dem Zeitwissen entsprechend, hervorragende, verdienstvolle und kritische Tabellen zusammen, seit wann bestimmte Sippen (z.B. nach Pollenfunden) geologisch nachgewiesen sind. (Daß solche Tabellen einer ständigen Ergänzung unterliegen - jedes Jahr kommen weltweit zahlreiche Neufunde hinzu - ist eine Selbstverständlichkleit).

Für taxonomische Gruppen, für die dies durch Menge und Verteilung fossilen Materials schon möglich ist, läßt sich eine erkenntnismäßige Erweiterung ihres räumlichen Verteilungsmusters im Hinblick auf den Faktor Zeit durch paläochorologische seriale Kartendarstellungen erreichen, wie dies von KRUTZSCH 1989 erstmalig für 10 Beispiele zu analysieren und darzustellen versucht worden ist (u.a. für Bombacaceen, Symplocaceen, Restionaceen und p.p. für Chloranthaceen, Buxaceen u.a.). Selbst bei weitgehendem Fehlen von Fossilresten (diverser Organe) sind auf sippenstruktureller, u.a. vergleichend morphologischer Basis des rezenten Materials in Verbindung mit heutigen chorologischen Daten und in Kenntnis bestimmter Grundtypen der Paläochorologie der Angiospermen (s.u.) — was letztlich die Einpassung in die geologischen zeit/räumlichen Entwicklungsprozesse beinhaltet — Analogie-Schlüsse möglich, wie dies am Beispiel der Gattung *Rhododendron* aufzuzeigen versucht wurde (KRUTZSCH 1991). Ähnliche Analysen lassen sich kombiniert für viele weitere Gruppen (Familien) durchführen, z.B. für Rutaceen, Geraniaceen (s.l), Zygophyllaceen, Palmae, Rhamnaceen, Fagaceen, Platanaceen, Flacourtiaceen, Plumbaginaceen, Hamamelidaceen u.a.; KRUTZSCH, in Vorb.).

Viele der bisher näher paläochorologisch untersuchten Gruppen (Familien, Gattungen) haben ihren Ursprung in der Kreidezeit (s.u.). Neben solchen, die bis heute überlebt haben, oft aber in ganz anderen Regionen als sie ursprünglich entstanden waren (z.B. Chloranthaceen, Bombacaceen, Restionaceen, Alangiaceen, Nepenthaceen, Symplocaceen u.v.a), ent-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

hält die Kreidezeit aber auch eine Vielzahl von Formen, die nicht bis heute überlebt haben, die im Gegenteil schon am Ende der Kreide bzw. im Laufe zumeist des Alttertiärs, partiell auch als ancestrale Typen heutiger Sippen, völlig ausgestorben sind. Solche ausgestorbenen Gruppen sind natürlich aus heutiger Sicht kladistisch nicht erfaßbar, was dieser Methode gewisse Grenzen aufzeigt. Zu den völlig oder weitgehend ausgestorbenen Fossilgruppen gehören z.B. die in ihrer Hauptmasse holarktisch verbreitet gewesenen und einen sommergrünen "Ur"-Laubmischwald repräsentierenden (allgemein mit Santalales verglichenen) "*Triprojectacites*" (= *Aquilapolles* = *Aquilapollenites* s.l.; zuletzt FARABEE 1990) und weitere Formenkreise wie die oculaten und *Azonia*-Formen und die besonders einen extratropischen, immergrünen, nahezu frostfreien Warmgürtel nördlich der Tethys am Südrand Laurasiens von Californien im Westen bis Burma im Osten zeitweise beherrschenden "*Normapolles*" (BATTEN 1884, KRUTZSCH & PACLTOVA 1988, TAKAHASHI 1990 u.a.). Beide Fossil-Gruppen, erst ab der fünfziger Jahre ds. Jahrhunderts entdeckt und überwiegend durch disperse Pollenfunde belegt, umfassen bereits heute mehrere hundert Arten und Dutzende von "Einzelgattungen" (Organgattungen). Auch nach ihrer Abundanz sind dies keine Einzelformen, sondern beherrschende Floren- bzw. Vegetationskomponenten gewesen. Ähnliche Zusammenstellungen über ausgestorbene Gruppen lassen sich mikrobotanisch auch für die kretazischen Vegetationsgürtel der niederen Breiten nennen, sei es für die in der Oberkreide neu entstehenden innertropischen Feuchtgebiete, sei es für die sich nördlich und südlich anschließenden wechselfeuchten "Prä-Savannen" oder für die zeitweise noch arideren Gebiete, speziell in Afrika (äußere Tropen in der Passatzone). Dazu Abb. bei HERNGREEN & CHLONOVA 1981 und in vielen anderen Arbeiten.

Die Paläochorologie ist noch eine sehr junge Disziplin. Vorläufer-Bemühungen gehen jedoch bis weit ins 19. Jahrhundert zurück. Je weiter sich Sippen fossil zurückverfolgen lassen, umso komplexer wird i.d.R. auch die Geschichte ihrer Arealverschiebungen und desto weniger sind heutige Verbreitungsmuster, vor allem, wenn sie reliktär sind, noch aussagekräftig für frühere Verbreitungen und besonders für die Feststellung von "Ursprungsgebieten" Das gilt im besonderen für die sippenarmen, ursprünglichen Angiospermenfamilien, die heute im westpazifischen Raum in konzentrierter Form verbreitet sind (s.u.).

Grundvoraussetzung für Arealverschiebungen sind Änderungen der jeweiligen Umwelt, seien sie paläogeographischer, klimatologischer oder anderer Natur. Dies gab es zu allen Zeiten und in fast allen Gebieten. Wird z.B. ein ursprünglich warm-humides Gebiet kühler (bis hin zu stärkeren Frösten) oder trockener, so müssen die dort siedelnden Pflanzen darauf reagieren: Dafür stehen ihnen prinzpiell nur drei Möglichkeiten zur Verfügung:

1. soweit sie das "können", werden sie die von den jeweiligen Veränderungen betroffenen Organe entsprechend umgestalten, d.h. sich dadurch den neuen Verhältnissen anzupassen suchen; das bezieht sich immer nur auf Teile der Pflanzen und bei mehrfachen unterschiedlichen Änderungen der Umwelt kann es natürlich verschiedene Organe betreffen;

2. den bisherigen Raum zu verlassen, besonders, wenn sich klimatologische Zonen durch Abkühlung, z.B. nach Süden zu, verschieben, wie dies im Quartär mehrfach geschehen ist; damit ist ein amöbenhaftes Verlagern des Siedlungsgebietes verbunden, wobei auf der einen Seite die Population erlischt und auf der anderen Seite sich ständig weiter vorschiebt. Die Träger der Arealveränderungen sind dabei immer die kon-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

kreten Einzelpflanzen, die dabei selbst keine eigene Entwicklung durchmachen. Voraussetzung für Verlagerungen von Arealen ist, daß keine unübersteigbaren Barrieren, z.B. in Form von Gebirgen oder Meeresverbreitungen, vorhanden sind, die ein solches "Ausfließen" verhindern könnten, denn dann bliebe nur die 1. oder vor allem dann eine

3. Möglichkeit offen, nämlich, im bisherigen Gebiet reliktär zu werden, um schließlich einmal ganz auszusterben.

Die aus einem Raum abgedrängten Sippen werden im Sinne des 2. Weges quasi wie mit einem "Besen" schießlich bis an den Rand eines möglich verdrängbaren Gebietes, z.B. bis an den (West-)Rand des "Großen Ozeans" abgeschoben, wobei sie im Idealfall blieben, was und wie sie waren, als sie einst - vielleicht auf der anderen Seite der Erde - entstanden und der Abdrängungsprozeß begann. (Natürlich können bei entsprechenden Konstellationen und Kombinationen der Veränderungen später dann auch Spezialdifferenzierungen einsetzen, d.h. die Möglichkeiten des 1. Weges genutzt werden, ebenso wie der 3. Weg später Teile oder die Gesamtsippe ereilen, ihren Siedlungsraum begrenzen bzw. ihren Lebensfaden vollständig abschneiden kann, was naturgemäß auch noch in Kombination mit anderen Ursachen stehen kann, z.B. Konkurrenzen etc.). Aus diesen wenigen Sätzen geht bereits die ganze Vielgestaltigkeit möglicher realhistorischer Entwicklungsabläufe hervor. An den Rand von Kontinenten abgedrängte Formen sind also einerseits ursprüngliche Sippen mit meist sehr hohem Alter, andererseits sehr junge, evolutionierte Differenzierungstypen.

Unter den ältesten Angiospermen befindet sich eine solche, heute reliktäre westpazifische Form, die paläochorologisch eingehend untersucht werden konnte *(Clavatipollenites= Ascarina/Austrabaileya;* KRUTZSCH 1989) und die als Musterbeispiel für ähnliche Gruppen gelten kann.

Aus den bisherigen paläochorologischen Studien und (in Verbindung mit wichtigen) heutigen Arealbildern ergeben sich bisher sechs bis sieben Haupttypen paläochorologischer Verteilungsmuster (Abb.2):

Haupttyp I: "Tropentyp" (Abb.2a)

Analysiertes Musterbeispiel: *Ctenolophon* (vgl. KRUTZSCH 1989). Einige weitere Vertreter: Annonaceen, Caricaceen, Conaraceen, Chrysobalanaceen (sofern nicht ursprünglich doch aus den nördlichen Extratropen stammend), Dipterocarpaceen(?), Erythroxylonaceen, Flacourtiaceen, Hippocrateaceen, Hugoniaceen, Humiriaceen, Ixonanthaceen, Malphigiaceen (p.p.), Melastomataceen, Myristicaceen, Ochnaceen, Piperaceen, Rapataceen, Voidisiaceen u.a. (dazu schon AXELROD 1972). Nicht alle diese Familien sind heute oder waren früher "pantropisch" verbreitet. Einige sind nur aus S-Amerika und Afrika bekannt, andere nur auf die "Alte Welt" beschränkt. Manche haben den Sprung über Indien nach SO-Asien nicht geschafft oder sie sind zu jung dafür (diese Möglichkeit für tropisch-humide Formen war nur bis Anfang Tertiär möglich). Im Gattungsrang oder bei noch niedereren Taxa, d.h. mit einzelnen Sippen, partiell bis in die Savannenregion und im Zuge weiterer Entwicklungsschritte auch gelegentlich bis über die Wendekreise im Norden und Süden in die humiden Extratropen ausstrahlend, z.B. Flacourtiaceen, Gattungen *Idesia* und *Poliothyrsis*, beide im Tertiär Europas auch fossil belegt.

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

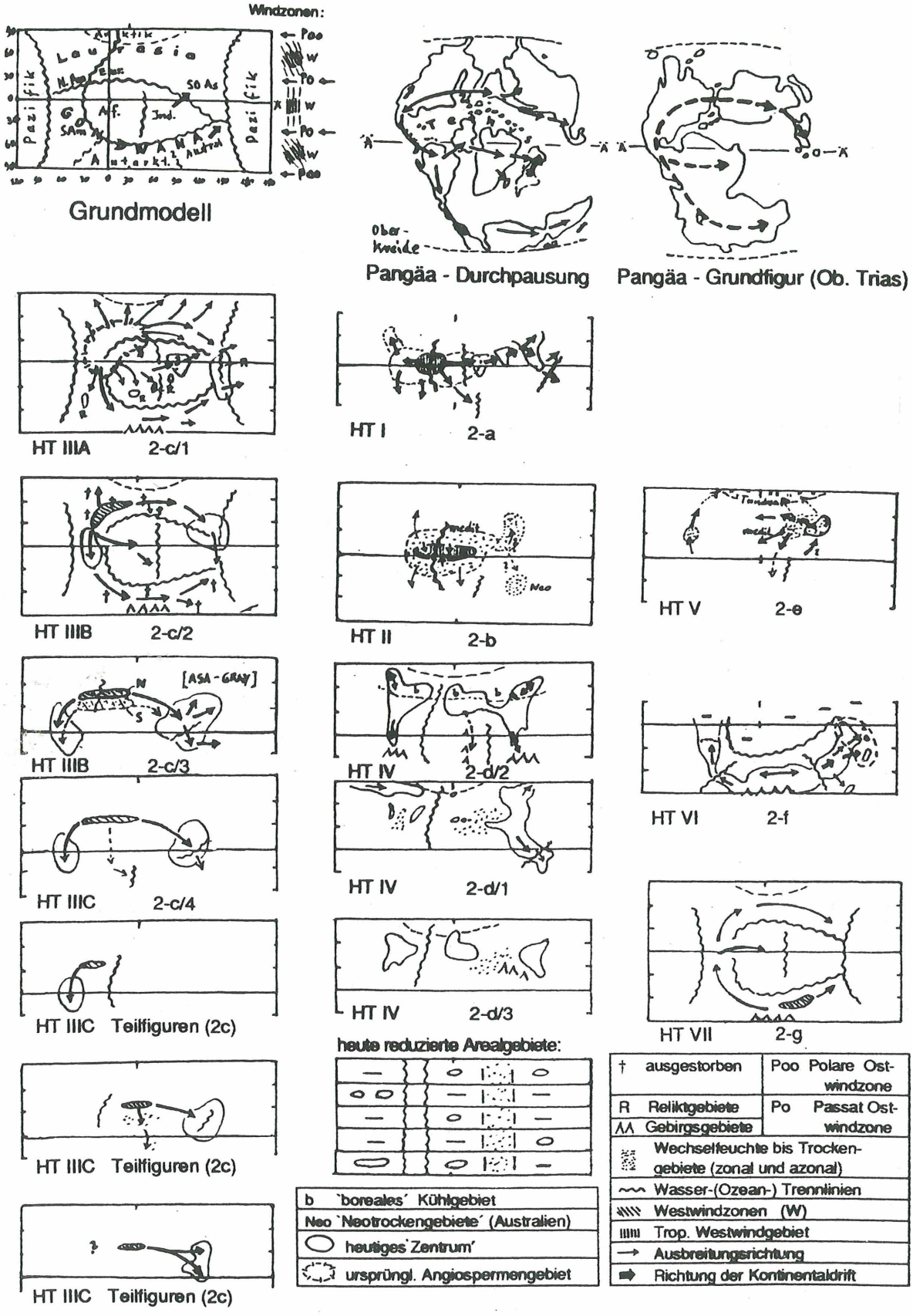


Abb. 2. Die Haupttypen (=HT) paläochorologischer Ausbreitungen der Angiospermen.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

An den "Tropentyp" sind wahrscheinlich die (fossil noch nahezu unbekannten) Eupomatiaceen anzuschließen.

Ein Sondermilieu der heutigen "Tropen" sind die Mangroven mit ihren Elementen. Fossil ist besonders auf *Nypa* zu verweisen (KRUTZSCH 1989). Die Mangroven haben sich schwerpunktmäßig aus der westlichen Hemispäre im Laufe der Entwicklung immer mehr nach der östlichen Erdhälfte verschoben, wo sie noch heute am artenreichsten sind. Mangroven sagen viel durch ihre potentielle Frostfreiheit und ihr spezielles, unmittelbares Feuchtraumenvironment ("nasse Füße") aus, aber n i c h t s über eventuelle Humidität oder Aridität ihres Hinterlandes. Mangroven und ihre Elemente reichen von der Klimazone I über II, III bis zur ursprünglichen Klimazone V A (KRUTZSCH 1992, im Druck), die schon den Extratropen angehört; daher sind selbst sie für fossile Verhältnisse kein Beweis für Tropenklima im Sinne der Zonen I bis III. (s.o.).

Auch vor der Angiospermen-Entfaltung hat es sicher schon mangroveartige Küstensaum-Vegetation gegeben, wobei in der Unteren Kreide einer ihrer Hauptvertreter wahrscheinlich der Farn *Weichselia* gewesen ist (Verbreitungskarte, zuletzt DABER 1990 im Vergleich zu der von *Nypa*, KRUTZSCH 1989).

Haupttyp II: "Savannentyp" (Abb. 2b)

Haupt-Beispiel: Arecaceen (Palmae). Weitere Vertreter: Agavaceen, p.p. Buxaceen, Canellaceen, (?)Cistaceen, p.p. Compositae, Connaraceen, Cyperaceen, Geraniaceen, Gramineen, Irvingiaceen, Liliales, Linaceen, Malphigiaceen (p.p.), Maranthaceen, Strelitziaceen, Velloziaceen, Yuccaceen, Zygophyllaceen u.a.m. (dazu p.p. schon AXELROD 1972, Fig.6).

Das zuletzt für Haupttyp I Gesagte gilt in erhöhtem Maße für Typ II, sowohl in Richtung auf die Extratropen, als auch für Anpasser an die inneren Feuchttropen (Hauptbeispiel dafür sind die Palmen; ein gutes Beispiel sind auch die Zygophyllaceen: Genera *Nitraria* und *Zygophyllum* nach Norden bis in die winterkalten Steppengebiete und *Balanus* in die inneren Tropen).

Haupttyp III: "Extratropisch zu tropisch", teils beide Hemisphären betreffend (Abb. 2c)

Untertyp III A: "A l t e r K o m p l e x - T y p" (Unter-bis Mittelkreide bis heute):

Abb. 2c-1: Beispiele: *Ascarina* (*Chloranthaceae*) und, zeitversetzt, *Milfordia* (*Restionaceae*) mit neuen Evolutionszentren in S-Afrika und Australien (KRUTZSCH 1989). Ein weiteres Beispiel, nur mit schwächerer Nordverbreitung sind die Monimiaceen (u.a. RÜFFLE & KNAPPE 1988).

Untertyp III B: "N o r d - I m m i g r a t i o n s t y p" (Oberkreide bis heute): Abb.2c-2:

Analysiertes Typusbeispiel: Bombacaceen (vgl. KRUTZSCH 1989). Weitere Beispiele: Lauraceen (laurasischen Ursprung vermuteten schon RAVEN & AXELROD 1974), Rhamnaceen, Araliaceen, Sterculiaceen, (?)Malvaceen und, speziell auf Amerika und den Südweg über Antarktika beschränkt, Gunneraceen und Winteraceen, und noch eingeschränkter Lactoridaceen, die ihren Ursprung in der Mittelkreide Nordame-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

rikas haben (PIERCE 1961) und heute nur noch in Überresten auf den Juan Fernandez-Inseln vorkommen.

Untertyp III C: Die Mehrzahl der heute in der Asa-Gray-Disjunktion vorliegenden Sippen (Endoberkreide bzw. Alttertiär bis heute): Abb. 2b-3: Zu unterscheiden sind eine nördliche Variante mit Übergängen in holarktische Sippen und eine südliche Variante mit allen Übergängen in heute mediterrane, in Savannen- und humid-tropische Sippen.

Analysiertes Typusbeispiel: Symplocaceen (vgl. KRUTZSCH 1989). Weitere Beispiele: *Pachysandra/Sarcococca* (Buxaceen), Chloranthaceen (excl. *Ascarina*), Hamamelidaceen, Illiciaceen, Magnoliaceen, Mastixioideen, Nyssaceen, Phytolaccaceen, Sabiaceen, Schisandraceen, Staphyleaceen, Theaceen u.a.m. Hier anzuschließen sind wahrscheinlich Degeneriaceen und Himenandraceen.

Erweiterter Untertyp III C: Asa Gray-Disjunkions-Typen mit Resten in/oder Afrika, SO-Europa bzw. im vorderen Orient (p.p. Übergänge zu Typ II bzw. zu Typ V). (Abb. 2b-4):

Paläochorologisch schon analysierte Beispiele: *Nepenthes*, Alangiaceen (KRUTZSCH 1989). Weitere Beispiele: p.p. Celastraceen (Genera: *Microtropis* und *Maytenus* und weiteren speziellen Diversifikationen in der Passat-Zone), Clethraceen, Cornaceen, Eucommiaceen, Eupteleaceen, Icacinaceen, Juglandaceen p.p., Oleaceen, Platanaceen, Rosaceen p.p., Rutaceen, Vitaceen u.a.m. Die heute nur ostasiatisch oder nur nord- (bis mittel-) amerikanisch verbreiteten Gattungen resp. Familien sind entweder als junge Sippen nur in einem der beiden Gebiete entstanden oder in einem der beiden anderen Räume (und in Zwischengebieten) früher auch vorhanden gewesen, fossil nachgewiesen und nur heute daselbst ausgestorben, wie z.B. *Engelhardia*, *Eucommia*, *Kadsura*, *Parrotia*, *Paulownia*, *Platycarya*, *Pterocarya*, *Trochodendron* u.a. in Ostasien bzw. Eurasien oder *Alfaroa*, *Asimina*, *Bumelia*, *Comptonia*, *Cyrilla*, *Fothergilla*, *Kalmia*, *Leitneria*, *Oreomunea*, *Robinia* u.a. in Nordamerika. Die meisten der Vertreter der heute zum Hauptyp III zu rechnenden Sippen bzw. Formen reichen bis zum Alttertiär oder noch weiter zurück. Ähnliches gilt auch für den folgenden

Haupttyp IV: "Holarktische Sippenverbreitungen" (Abb. 2d-1/3):

Je nach Breitenzone (S bis N) und nach heute noch geschlossener Verbreitung oder heute nur noch disjunkten Arealen sind Untertypen aushaltbar:

Untertyp IV A: Disjunkt in N-Amerika, Europa und (oder bis) Ostasien verbreitet, und - aber meist erst seit Quartär - z.T. bis auf die Südhemisphäre reichend (Abb. 2d-1): *Rhododendron* (vgl. geohistorische Analyse in KRUTZSCH 1991).

Untertyp IV B (Abb. 2d-2): Wie voriger Untertyp, nur heute i.W. noch geschlossene hordhemisphärische Verbreitung. Musterbeispiele: *Quercus* (Endeozän bis heute) resp. Fagaceen (Oberkreide bis heute mit einigen ancestralen ausgestorbenen "Gattungsgruppen"). Weiteres Beispiel: *Acer* (vor allem mit Blattfossilien gut belegt).

In beiden Untertypen sind ursprüngliche immergrüne und, meist abgeleitete, hartlaubige, kleinblättrige im Süden (Mediterrangebiete) und sommengrüne Sippen im Norden vertreten. Der sippenstrukturelle infragenerische Aufbau wird durch die chorologischen Muster deutlich erhellt; beide bedingen einander. Je niedriger die taxonomi-

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

schen Ränge, desto jünger i.d.R. auch ihr Alter und desto beschränkter meist ihre heutigen Verbreitungsgebiete.

Untertyp IV C (Abb. 2d-3): Temperat bis boreal, partiell montan; Holarktisch meist noch (oder wieder) geschlossen verbreitete sommergrüne Laubwald- Gattungen bzw. Familien, im geologischen Alter z.T. bis Oberkreide im zirkumpolaren Bereich zurückreichend. Beispiele: Betulaceen, Corylaceen, die Mehrzahl der Salicaceen-Vertreter u.a.m. Im Tertiär Hauptbestandteil des "Arktotertiären Florenelementes"

Nur wenige Vertreter des Verbreitungstyps IV C (z.B. Arten von *Alnus*) erreichen im Quartär die Südhemisphäre (Anden, Südamerika). In einzelnen Loben (im Innern Nordamerikas, im Bereich des nördlichen Atlantiks und in Mittel- bis Ost-Sibirien bis Ostasien) schon seit Oberkreide, besonders ab Paläozän, bis weit nach Süden reichend. Andere ehemals holarktisch weit verbreitete Formen sind heute nur noch reliktär vorhanden (z.B. *Cercidiphyllum*, *Tetracentron* und *Trochodendron*).(Gleiches gilt für *Sciadopitys*, viele Taxodiaceen, *Cathaya* und *Ginkgo*, um auf einige Nicht-Angiospermen hinzuweisen).

Haupttyp V: "Steppenformen" (Abb. 2e):

Beispiele: Chenopodiaceen, p.p. Compositae (z.B *Artemisia*), p.p. Zygophyllaceen (s.o.), div. Rosaceen, und später auch div. Gramineen. In Innerasien (Raum Taklamakan bis Gobi) reichen viele sehr weit zurück. Direkter Raum- und Zeitanschluß der Steppenzone an das mesozoische innerkontinentale Trockengebiet mit Massenvorkommen von Ephedraceen und *Classopollis*, z.B. im Gobi-Gebiet in der Unterkreide. Mögliche frühe Verbindung dieses innerkontinentalen, winterkalten Sommertrockengebietes nach Süden mit der Passattrockenzone in Südostasien (bis Oberkreide) und ursprünglicher Einwanderung von Florenelementen aus einer "Präsavannen-Zone" in frühen Etappen der Angiospermenentwicklung (z.B. für gewisse Zygophyllaceen, s.o.). Ab Endeozän etappenweise Ausbreitung der innerasiatischen Steppenzone und - flora nach Westen bis im Oligozän der Kontakt zur Palmen-Savannen-Zone im mittleren Osten erreicht wurde. (Zur weiteren Aufklärung der historischen Prozesse müssen hier in Zukunft noch eingehendere paläochorologische Analysen an Hand von Einzeltaxa erfolgen!). Im Jungtertiär und im Pleistozän dann Imigrationen von asiatischen Steppenelementen ins Ostmediterran und andererseits ab Endtertiär im mittel-bis ostsibirischen Raum ins zirkumpolare Gebiet (s.o.), was zur Tundra-Flora im heutigen Sinne geführt hat. (Das "Tundren-Klima" ist dagegen viel älter). Die älteren Etappen der nordamerikanischen Steppen-(Prärie-)Flora haben sich wahrscheinlich unabhängig von der Entwicklung in Asien im Zuge der von AXELROD 1958 u.in vielen weiteren Arbeiten hervorragend analysierten Aridisierungsprozesse herausgebildet und sind erst in jüngster geologischer Vergangenheit (am meisten wohl über den Beringia-Raum) mit Nordasien in Verbindung gekommen und umgekehrt.

Haupttyp VI: "Südhemisphärischer Typ" (Abb. 2f):

Musterbeispiel: *Nothofagus*, mit Ausstrahlungen, d.h. evolutionären Differenzierungsentwicklungen in die Tropen am westpazifischen Rand (*brassi*-Gruppe als evolutioniertester Teil der ganzen Gattung). Dieser Prozeß ist durch Fossilien paläochorologisch voll belegt.

Noch ein weiteres großregionales Muster könnte als

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

Haupttyp VII: "Ausbreitungen von der Süd- nach der Nord-Hemisphäre" beinhaltend (theoretische Abb. 2g)

ausgeschieden werden, wozu allerdings noch weitere Untersuchungen erfolgen müßten. Dazu gehören vielleicht, als wichtigste Gruppe, die Proteaceen, die — im Gegensatz zur Meinung einiger amerikanischer Autoren — in der Oberkreide und im Alttertiär in beiden Hemisphären vorhanden waren; über deren Ursprungsgebiet und paläochorologisches Ablaufmuster ist jedoch bisher noch keine volle Klarheit zu erreichen gewesen. Das heutige (sekundäre) Evolutions-und Mannigfaltigkeitszentrum liegt zweifelsfrei auf der Südhemisphäre, aber wie sah es zu Beginn der Entwicklung in oberkretazischer Zeit aus? Ähnliches gilt für die Summe der Santalales (Santalaceen, Loranthaceen, Olacaceen).

Sicherer erscheint dagegen die Südherkunft der Aquifoliaceen, deren älteste Nachweise aus dem Turon von Australien/Südgondwana (MARTIN 1977: 666) vorliegen und die erst endkretazisch auf der Nordhalbkugel, zumindest nördlich der Tethys, erscheinen. (Die Meldung eines Vorkommens im Cenoman des Südurals bei BOLCHOVITINA 1953 ist unklar nach Inhalt und Zeiteinstufung und daher zu streichen). Die heutige weite Verbreitung der Aquifoliaceen läßt dagegen keine sicheren Rückschlüsse auf ihr Ursprungsgebiet zu.

Zu bemerken ist ferner, daß nur ganz wenige Sippen unter den Angiospermen, vor allem bei Gehölzen, Sträuchern und Halbsträuchern zu finden sind, die vor dem Ende des Tertiärs, d.h. vor dem Quartär den Beringia-Raum als Austausch-Brücke für Radiationen in beiderlei Richtung haben nutzen können. Zum gleichen Resultat kamen auch schon CROISAT 1952 und MELVILLE 1981. Meist handelt es sich nur um sommergrüne (oder sehr kleinblättrige, an Schneeklimate angepaßte) Sippen. Nur in der Oberkreide und im Alttertiär war reger Austausch über dieses Gebiet unter kühl-temperierten Bedingungen vorhanden (z.B. *Triprojectacites*-Floren mit vielen gemeinsamen "borealen" Elementen in Sibirien und Alaska/Kanada). Auf solchen Beziehungen aufbauend läßt sich jedoch kein eigener Verbreitungstyp gründen. Dies steht im Widerspruch zu wiederholten Versuchen von Botanikern und Paläobotanikern ostasiatisch - nordamerikanische Disjunktionen, auch bei wärmeliebenden Sippen, mit alten Verbindungen über den Beringia-Raum zu erklären. (z.B. im Symposiumsband GRAHAM 1972).

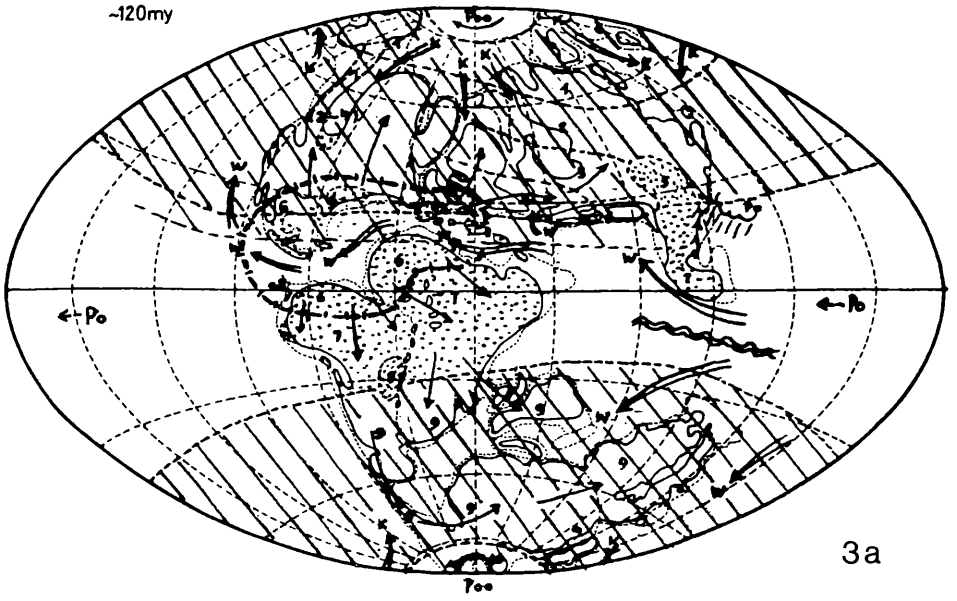
Bei allen paläochorologischen Überlegungen stellt sich die Frage nach dem differenzierten Alter der einzelnen taxonomischen Kategorien oder Ränge. Die Frage, wieweit bestimmte heutige taxonomische Kategorien als konkrete Sippen direkt, d.h. unverändert zurückreichen, ist nicht leicht und nur sehr differenziert - sippenbezogen zu beantworten. Einige heutige Arten lassen sich partiell bis ins ausgehende Jungtertiär zurückverfolgen; die meisten der heutigen Arten dürften sich jedoch erst im Laufe des Quartärs herausdifferenziert haben, vor allem die in heutigen Mannigfaltigkeitszentren. Dieser natürliche Artbildungsprozeß dauert sicher vielfach noch bis heute fort. Bei zahlreichen Gattungen (oder subgenerischen Einheiten) ist unter Beachtung der "Zerstreuung der Organe bei der Fossilisation bzw. dann bei Erhaltung im fossilen Zustand" vor allem nach Früchten und Samen ein Zurückverfolgen bis ins Alttertiär durchaus die Regel. Weniger ist dies bei Blättern, Pollen/Sporen, sowie bei fossilen Hölzern möglich, vor allem wegen der zahlreichen mosaikartig sich überschneidenden Merkmalskomplexe in den einzelnen Organausbildungen und der unterschiedlichen taxonomischen Wertung dieser ihrer Merkmale für die Gesamtsystematik (Problem der Organ-und Formgattungen). Aber schon ab ältestem Tertiär nimmt auch die Zahl der nicht mehr voll

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

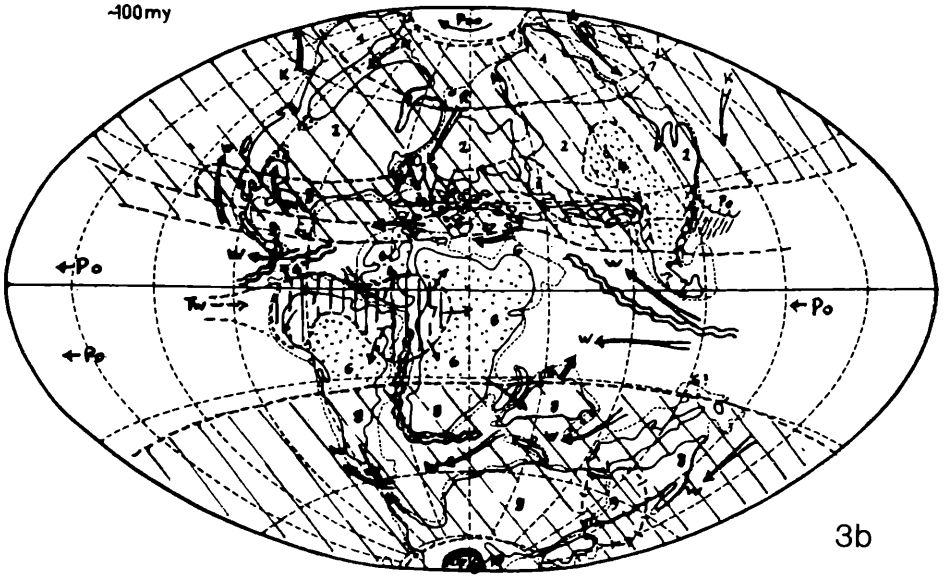
mit rezenten Gattungen identifizierbaren Frucht-und Samenreste rapide ab (Mittel-Obereozän nur etwa 10-20% Organ-bzw.Formgattungen von weit über 200 Einheiten; im Paläozän sind es schon an die 50%, im Maastricht bereits 80% und so weiter). Mit anderen Worten: Seit Ende der Kreidezeit ist für viele der heutigen Gattungen erst ihr jetziger Evolutionsstand erreicht worden! Auf dem Familienrang vollzieht sich dieser Prozeß für viele Sippen früher, d.h. schon im Verlaufe der Kreidezeit. Dazu gehören u.a. Alangiaceen, Alismataceen, Anacardiaceen, Annonaceen, Amaranthaceen, Aquifoliaceen, Araliaceen, Arecaceen (Palmae), Betulaceen, Bombacaceen, Buxaceen, Caesalpiniaceen, Caryophyllaceen, Cercidiphyllaceen, Chenopodiaceen, Chloranthaceen, Chrysobalanaceen, Clethraceen, Combretaceen, Cornaceen, Ctenolophonaceen, Cunoniaceen, Cyrillaceen, Dilleniaceen, Dipterocarpaceen, Droseraceen, Ericaceen, Eucommiaceen, Euphorbiaceen, Fagaceen, Flacourtiaceen, Gunneraceen, Hamamelidaceen, Icacinaceen, Illiciaceen, Juglandaceen, Liliaceen s.l., Lauraceen, Leguminosae, Loranthaceen, Magnoliaceen, Mastixiaceen, Menispermaceen, Monimiaceen, Moraceen, Myrtaceen, Myricaceen, Myristicaceen, Nothofagaceen, Nymphaeaceen, Nypaceen, Nyssaceen, Olacaceen, Oleaceen, Onagraceen, Pandanaceen, Pentaphylacaceen, Platanaceen, Polygalaceen, Proteaceen, Restionaceen, Rhoipteleaceen, Rosaceen, Rutaceen, Sabiaceen, Salicaceen, Santalaceen, Sapindaceen, Sapotaceen, Saururaceen, Schisandraceen, Simaroubaceen, Symplocaceen, Tetracentraceen, Theaceen, Trochodendraceen, Typhaceen, Ulmaceen incl. Celtoideen, Urticaceen, Winteraceen, Zingiberaceen, Zygophyllaceen. Insgesamt sind bisher also schon über 80 heutige Angiospermen-Familien durch Fossilien (div. Organe) bis in die Kreidezeit zurückverfolgbar: Dies allerdings mit wesentlichen Unterschieden im zeitlichen Einsetzen und nach ihrem Vorkommen in den einzelnen Erdgebieten (s. oben paläochorologische Grundtypen). Für eine etwa gleich große Zahl weiterer Familien ist ein Zurückreichen bis in die Kreidezeit (u.a. aus taxonomisch-morphologischen und aus heutigen chorologischen Daten und Arealfigurationen) zu erwarten. Noch mehr gilt das natürlich für Ordnungen und Zwischenkategorien sowie für noch höhere taxonomische Ränge. Ihre "Entstehungszeit" verliert sich meist irgendwo im Dunkeln der geologischen Vorzeit, wobei solche frühen Nachweise, vor allem die vorbarremischen, überwiegend nur auf isolierten, teilweise noch als problematisch zu wertenden Einzelfunden basieren. Umgekehrt sind höherwertige Sippenstrukturen (die bis hinauf mindestens zu Unterfamilien und Familien reichen!) auch noch bis weit ins Tertiär hinein als neu entstehend keinesfalls auszuschließen, speziell in sog. sekundären Entwicklungszentren (z.B. im karibischen und südamerikanischen Raum oder in SO-Asien). Umgekehrt reichen einige "altertümliche Sippen" in bestimmten Gebieten (z.B. holarktisch) als Gattungen fast unverändert bis in die Kreidezeit zurück, z.B. *Corylus, Carpinus, Betula, Alnus*, gewisse Hamamelidaceen, *Platanus*, einige Magnoliaceen u.a. Sie zeigen damit an, daß sich holarktisch-boreal bereits früh ökoklimatologische Gebiete herausgebildet hatten, die im Prinzip bis heute (nur unter gewisser Südverlagerung) überlebt und fortgedauert haben.

Die Untersuchung fossiler Blüten in Kombination mit dem Studium von in-situ-Pollen, Blättern etc., d.h. die Analyse der Verbindung verschiedener Merkmalskomplexe, hat wiederholt gezeigt, daß, schon vom Oligo-/Miozän an zurück, eine Vielzahl neuer, d.h. fossiler Gattungen gebildet werden mußten z.B. bei Juglandaceen (MANCHESTER 1989, FRIIS 1983 u.a.), Tiliaceen (MAI 1962, VAUDOIS-MIEJA 1988), Mastixiaceen (KIRCHHEIMER 1957) u.a. Diese Untersuchungsrichtung hat m.E. gerade erst richtig begonnen; sie ist für kretazisches Material zur weiteren Aufhellung systematischer Verhält-

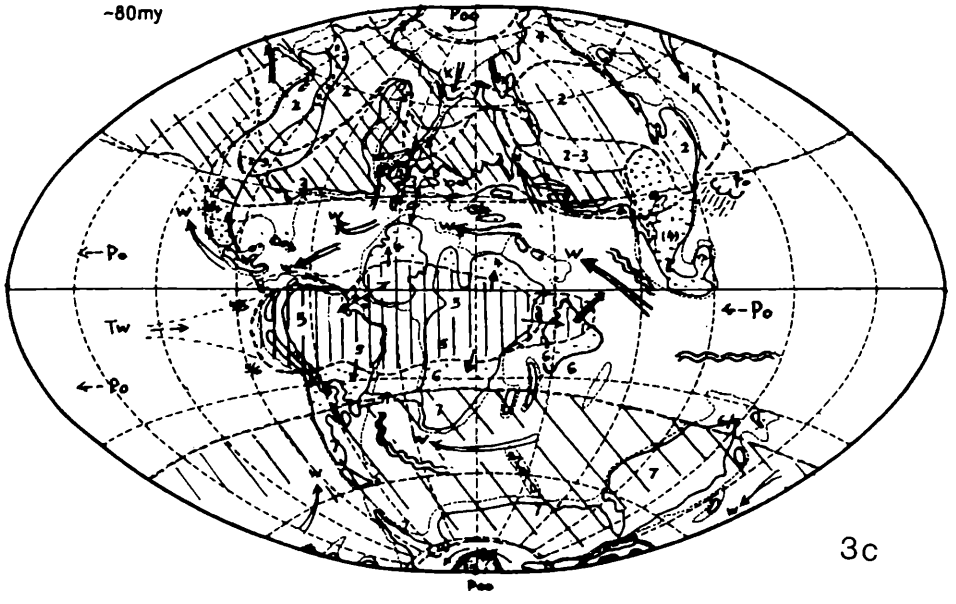
© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at



3a



3b



3c

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

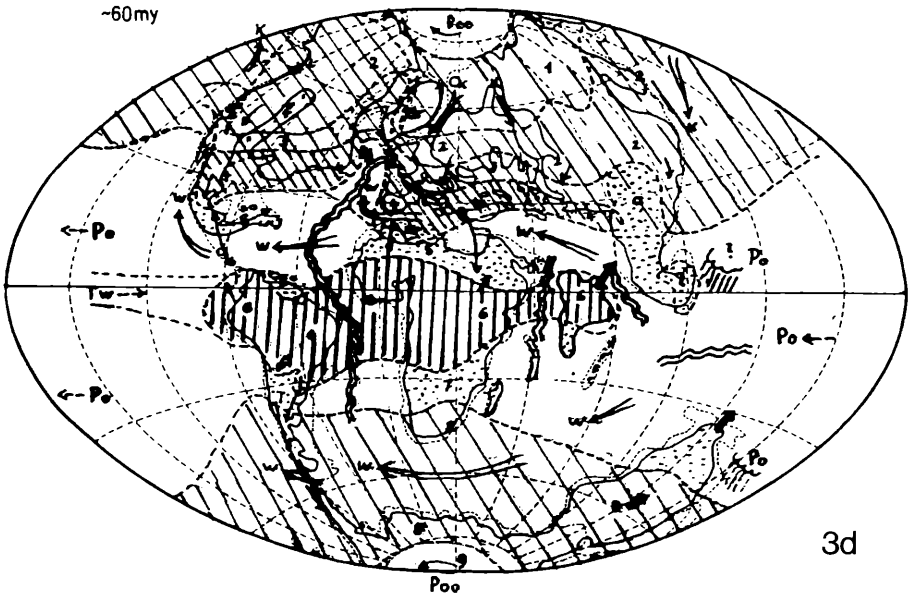


Abb.3a:
1- boreales Gebiet
2- sibirisches Gebiet
3- europäisch-
4- mittelasiat. Geb.
(2-4) N-Amerika ungegl.
5- ostasiat. Trockengebiet (Gobi bis SO-Asien)
6- Gebiet der frühesten Angiospermen
7 & 8- wechselfeuchte bzw. trockene Gebiete der mittleren Breiten (ASA - Gebiet)
9- südhemisphärische, humide Zone
10- polares, kühles Antarktisgebiet

Abb.3b:
1- boreales "Nadelwald"-Gebiet
2- humid-temp. Gebiet
3- Beginn des südlaurasischen Florenbelts
4- ostasiatisches Trockengebiet
5- Übergangsgebiet zur Palmen/Savannenzone
6- Palmen/Savannenzone
7- Beginn der trop. Regenwälder
8- südhemisphärisches temp. Humidgebiet
9- südhemisphärische "Angiospermen - Kleinzelle"
10- antarktisches Polargebiet

Abb.3c:
1- "Azonia-Gebiet" (boreale Nadel-/Mischwälder)
2- "Triprojectacites - Gebiet" (sommergrüne Wälder)
3- "Normapolles - Gebiet": Südlaurasisch-nordtethyanischer, laurophyller, immergrüner Vegetationsgürtel
4- Palmen/Savannenzone der Nordhemisphäre
5- trop. Regenwaldgebiet, weiter expandierend
6- Palmen/Savannenzone, südlicher Ast
7- südhemisphärische Humidzone (warm-temperiert-kühl, von N nach S abgestuft)
8- antarktisches Kaltgebiet

Abb.3d:
1- boreales Nadelwaldgebiet (mit sommergrünen Laubwald Elementen)
2- temp. sommergrüne Laubwälder
3- Übergang zu (4) gemischten sommer- und immergrünen Wäldern mit noch höherem Normapolles Anteil
5- wechselfeuchte bzw. trockene Palmen/Savannenzone (nördl. Ast)
6- weiter expandierte trop. Regenwälder
7- südl. Ast der Palmen/Savannenzone
8- südl. humide (warm-temp.-kühle) Zone
9- antarktische, kalte Polarzone

Poo	Polares Ostwindgebiet (kühl)	K	Kaltwasserströmungen
	Westwindzonen (N- u. S-Hemisphäre)	W	Warmwasserströmungen
Po	Passat-Ostwindzone(n) mit luvseitigem Abregnungen an gebirgigen, ostseitigen Kontinentalrücken	a	arides Gebiet resp. wechselfeuchte Palmen/Savannenzone der niederen Breiten
			Wasser-(ozeanische) Grenzscheiden
Tw	Tropisches immerfeuchtes Westwindgebiet (tropische Regenwälder)		Schwankungsbereich borealer und tethyaler Einflüsse
	Expansionsrichtung der Flora/Vegetation		Evolutionszentren

Abb.3 a-d. Vier Hauptphasen der globalen Vegetationsverteilung in der Kreidezeit und im Paläozän (verändert und ergänzt nach HERNGREEN & CHLONOVA 1981, KRUTZSCH und PACLTOVA 1988, u.a.). a, tiefere Kreide; b, mittlere Kreide; c, obere Kreide; d, tiefstes Tertiär (Paläozän).

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

nisse besonders wichtig, vor allem auch, um die fossilen, ausgestorbenen Gattungen genauer ins "Gesamtsystem der Pflanzen" einbauen zu können (Arbeiten von FRIIS u.a.). Denn nur selten sind die Fälle, wo nachträglich fossile Taxa noch rezent entdeckt worden sind (Beispiele: *Metasequoia*, *Platycarya* [= *Petrophiloides*], *Diplopanax* [= *Mastixicarpum*] u.a.).

Die zonale ökoklimatologische Großgliederung in kretazischer Zeit ist heute in Umrissen soweit bekannt, daß die einzelnen Floren-bzw.Vegetationszonen in ihren Qualitäts- und Verteilungsmustern und in ihrem Wandel in diesem ca. 60-70 ma langem Zeitraum genügend genau zu charakterisieren sind (Abb. 3). Dafür hat die Palynologie in den letzten 30 Jahren Entscheidendes beigetragen, besonders in Bezug auf die Kenntnis der fossilen Floren der niederen Breiten. Nachdem im vor allem mittleren Jura global ein recht ausgeglichenes Klima geherrscht hat, wodurch es, wo paläogeographisch möglich, zu zahlreichen N-S-hemisphaerischen Austausch-Verbreitungen gekommen ist (u.a. bei *Ginkgo*), differenzierten sich schon im höheren Jura und dann besonders in der tieferen Kreidezeit erneut und zunehmend ökoklimatologisch bedingte zonale Vegetationsbelts heraus. Ob dies i.S. von KEMPER 1987 und anderen auf stärkere globale Klimawechsel oder andere globale Ereignisse oder nur auf gegenüber dem Jura veränderte paläogeographische Faktoren zurückzuführen ist, mag hier dahin gestellt bleiben. Jedenfalls treten in der Umrandung des damaligen Mittelatlantiks (= Westteil der Tethys), besonders an seinem Nordrand (südöstliches N-Amerika bis Europa) und im nordwestlichen Gondwana-Bereich (NW-Afrika) belegt, sukzessive die ersten sichereren Angiospermen-Vertreter auf. (Auf frühere "Prä-Angiospermen" bis zur Trias zurück sei hier nicht eingegangen). Diese unterkretazischen Angiospermen-Nachweise sind nicht nur durch Pollenfunde, sondern bald auch durch Blätterfossilien u.a. Überreste zu belegen (z.B. in den Floren der Potomac-Group des östlichen Nordamerikas). Ab Mittelkreide erreichen die Angiospermen, ausgehend von mittleren Breiten, allmählich Dominanz in den fossilen Floren, schließlich bis hinauf in hohe Breiten der Holarktis (AXELROD 1959, RETALLACK & DILCHER 1986 u.a.). Gegen Ende der Unterkreide, im Apt/Alb, wird zu Recht von HERNGREEN & CHLONOVA 1981 für den gesamten Bereich der niederen Breiten ein einheitliches afrikanisch-südamerikanisches Florengebiet, die WASA- bzw ASA-Provinz, herausgestellt, die sich dann in der Oberkreide im gleichen Gebiet zur Palmen-Savannen-Provinz weiterentwickelt. In der Mittelkreide ist der äquatornahe Raum vor allem durch die elateroiden und ephedroiden Pollenformen gekennzeichnet, in der Oberkreide durch eine Vielzahl von Palmen und "palmenähnlichen" Pollenformen, natürlich neben zahlreichen anderen Angiospermen-Vertretern. In der Mittelkreide, besonders im Teilen des Apt, Alb und besonders im Cenoman ist das äquatoriale Land-Gebiet klimatologisch i.W. ein Trockengebiet, in welchem höchstens wechselfeuchte "Savannen-Bedingungen" geherrscht haben mögen (Klimazone II, schon partiell III). Im Norden reichen die Ausläufer der trockenere Klimate anzeigenden elateroiden Formen, zu denen, je nach faziellen Räumen, noch hohe Anteile bis Massenwerte von *Classopollis* hinzutreten, besonders im Alb/Cenoman bis an den Nordrand der Tethys heran (Südfrankreich, Italien, Schweiz, Mähren, Mittelasien). Dabei treten in der ASA- bzw. der Palmen-Savannen-Provinz u.a. schon regelmäßig Pollenformen auf, die morphologisch als Liliales anzusprechen sind. Zwiebelpflanzen sind ein Prototyp wechselfeuchter Gebiete!

Von einem tropischen Regenwaldgebiet im äquatorialen Raum ist dagegen zunächst noch nichts zu sehen. Erst ab der Oberkreide baut sich sukzessive, wohl von den Küstenschwemmlandgebieten und Flußdeltas ausgehend und landeinwärts vorrückend,

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

eine tropisch-immerfeuchte Regenwald-Region auf: Dies als ein Evolutionsprozeß, der in unmittelbarem Zusammenhang mit der Herausdifferenzierung der Angiospermen-Familien selbst zu stehen scheint. Das wirft wichtige Fragen auf, die mit der heutigen Abholzung der tropischen Regenwälder verbunden sind. Mit dieser Abholzung könnte möglicherweise auch der Klimatyp I selbst mitverschwinden, wenn er "genetisch", d.h. entwicklungsgeschichtlich voll an die Vegetation geknüpft sein sollte: "Mit ihr entstanden, mit ihr vergangen!"

Bis zum Ende der Oberkreide besteht noch eine rege Austausch-Verbindung zwischen den beiden "Alttropen-Gebieten" in Südamerika und dem zentralen Afrika. Diese Verbindung reißt erst - mit Ausnahme von Elementen mit Fernverbreitungsstrategien - in paläozäner Zeit voll ab, obwohl der Durchbruch des Atlantiks schon sukzessive ab Mittelkreide erfolgt ist. Aber noch für lange Zeit war er offenbar nur eine relativ schmale Meeresstrasse mit Inselgirlanden im Zuge eines frühen mittelatlantischen Rückens. Jedenfalls kommt es bis zum beginnenden Tertiär noch zu diversen Einwanderungen nach Zentralafrika aus dem nordtethyanischen Raum via Südamerika (so bei Bombacaceen, Rutaceen, p.p. bei Rhamnaceen u.a.) und andererseits zu Ausbreitungen von Afrika nach Südamerika hin, d.h. in umgekehrter Richtung (so z.B. bei Ctenolophonaceen, Monimiaceen, Myristicaceen, Rubiaceen (*Gardenieae*), Canellaceen, Connaraceen, Chrysobalanaceen, Flacourtiaceen, Passifloraceen, Malpighiaceen, div. Geraniaceen s.l. und vielen a.m).

Die Palmen-Savannen-Zone wird während der Oberkreide allmählich durch die W-O - Expansion des tropischen Regenwaldes im äquatorialen Raum in einen nördlichen und einen südlichen Teil aufgespalten, umschließt ihn aber zunächst noch ringförmig und vollständig. Das Palmen-Savannen-Gebiet kommt dabei voll in die Passattrockenzone zu liegen (Sommerregengebiet mit durch die weitere Expansion des tropischen Regenwaldes sich allmählich ausweitenden und sich verstärkenden äquatorialtropischen Niederschlagsfeldern). Die Nord-Grenze der nördlichen Passat-Ostwindzone hat dagegen (seit der Mittelkreide) konstant im nördlichen Tethysbereich gelegen; das südliche Europa war demzufolge seit der Kreidezeit Teil der Winterregenzone, während Mitteleuropa schon dem vollen extratropischen Westwind-Niederschlagsgebiet zugehört, wahrscheinlich nur mit partiell sommerlichem Niederschlagsdefizit, vor allem im Süden. Obwohl in oberkretazischer Zeit große Teile des zentralen Europas vom Meer überflutet waren und ein reger ozeanischer Wasseraustausch zwischen Tethys und Nordsee vorlag (vgl. paläogeographische Darstellungen, z.B. bei TRÖGER 1978 u.a.), gibt es doch erhebliche Unterschiede zwischen Floren aus der unmittelbaren Umrandung des Nordsee-Beckens und den Mikrofloren aus Portugal, Südfrankreich, Italien, Ungarn, Rumänien etc. In den südlicheren Floren treten viele *Normapolles*-Formen mit sehr dicken Wänden auf. Das gilt auch für tricolporate Typen, schon ab Apt/Alb (GOCZAN & JUHASZ 1985). Die mehr südlichen Floren sind insgesamt als mehr trockenere zu charakterisieren, die mehr nördlicheren als mehr humidere (z.B. die Flora von Walbeck). Außerdem ist das "Südgebiet" Laurasiens noch in West-Ost-Richtung in mehrere Subprovinzen unterteilbar (KEDVES 1985). Für das Gebiet der ehem. Sowjetunion ist die kretazische Klimaabstufung und zonale Florengliederung bereits von VAKHRAMEEV und Mitarb. (1978) deutlich herausgearbeitet worden. In China und Ostasien sind die innerkontinentalen Gebiete weitgehend winterkalttrocken (Steppen-Vorläufer), während das westpazifische Ostasien floristisch vor allem von Norden aus beeinflußt war u. zwar unter temperaten, partiell humiden Klimabedingungen. Bis Japan über Nordasien und Canada hin finden sich daher solche modernen laubwerfenden, sommergrünen Gattungen wie *Betula*, *Alnus*, *Corylus*, *Carpinus*, *Ulmus*,

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Liriodendron, *Carya*, *Pterocarya* usw. schon voll als Gattungen ausgebildet, insbesondere ab der mittleren Oberkreide. In Mitteleuropa und in anderen Gebieten in mittleren Breiten tauchen sie alle erst im Grenzbereich Kreide/Tertiär auf, hinweisend auf gewisse Südverlagerungen von Florenzonen infolge von klimatischen Schwankungen mit kühler werdender Tendenz. Zirkumarktisch ist jedenfalls im Laufe der Oberkreide ein geschlossener sommergrüner Laub/Nadel-Mischwaldgürtel entstanden, welcher als Hauptkomponenten die "*Triprojectacites*" (s.o.), sowie den Grundstock der späteren arktotertiären sommergrünen Florenelemente enthält, und darüber hinaus an Altformen *Ginkgo* und div. Pinaceen (sehr wahrscheinlich schon in die heutigen modernen Gattungen *Pinus*, *Picea*, *Abies* etc. differenziert). Im nordeuropäischen Sektor reichen diese "borealen" Wälder bis zur Höhe von Schottland nach Süden; in Nordamerika ist ein von Canada im Norden bis Mexiko, Kalifornien und Texas im Süden reichendes, regionales Profil der Oberkreide untersucht und bekannt, im Süden den Normapolles-Belt umfassend und nach Norden mit allen Zwischenstufen in das sommergrüne Laub-Mischwaldgebiet der "Holarktis" übergehend, wobei die Grenzen in der Zeit in N-S-Richtung schwanken bzw.pendeln. Dabei kommt es in den inner-nordamerikanischen Ablagerungsräumen an der Kreide-Tertiärgrenze zu viel stärkeren Events und Florenwechseln, als das aus Europa oder anderen Teilen der Welt bekannt ist. Dies ist mitbedingt durch die Schließung der zuletzt stark von Norden aus beeinflußten inner-nordamerikanischen Meeresstraße. Das *Triprojectacites*-Florengebiet der Oberkreidezeit wird in die Arktotertiäre Geoflora umgestaltet und südlich davon wird im Laufe des Alttertiärs aus dem Normapolles-Florengebiet dann der laurophylle Evergreen-Broadleaved Forest-(EBF)-Belt mit Höhepunkt im Eozän. Das Paläozän stellt dabei eine Übergangszeit mit gewissen N-S-Vermischungen und -Verlagerungen dar. Dabei wird im Hinblick auf bestimmte klassische Makrofloren im Paläozän die nördliche Zone als Grönländer, die südlichere als Gelindener Floren-Provinz bezeichnet.

Die weiteren Entwicklungen haben dann große Zäsuren am Ende des Eozäns, im Miozän mit dem "Arid-Höhepunkt" zum Ende desselben und dann beim Übergang zum Quartär und in diesem selbst, als der letzten Etappe der Floren- und Vegetationsentwicklung (dazu KRUTZSCH 1992, im Druck).

Zusammenfassung

Die Evolution und Verbreitung der Angiospermen sind, so wie sie heute vorliegen, das Resultat vielschichtiger biologischer und geologischer Prozesse, die sich über einen langen Zeitraum von über 120 ma erstrecken. Diese erstrecken sich über den gesamten Zeitraum bis hin zum Quartär und sind in mehrere Hauptetappen bzw.Entwicklungsschübe zu untergliedern. In Abhängigkeit von fast ständigen Klima- und Umweltveränderungen gab es, in Kombination, für die Pflanzen immer nur drei Auswege um zu Überleben: Anpassen, Abwandern (soweit möglich) oder als Relikt fortdauern, um doch bald auszusterben. Nur der erste Weg war immer mit Diversifikationen und Evolutionen verbunden. Aus fossilen Überresten und heutigen Arealmustern lassen sich etwa VI bis VII paläochorologische Haupttypen erfassen, die kurz kommentiert und durch Beispiele erläutert werden. Dabei wird auch die Frage des Alters der verschiedenen taxonomischen Ränge diskutiert. Die Familien, die bis zur Kreide zurückreichen werden aufgelistet. Die verschiedenen kretazischen ökologischen Vegetationszonen werden nach Formeninhalt und Verbreitung kurz besprochen. Die zonalen Vegetations- und Zeitverhältnisse werden in 3 bzw. 4 Übersichtskärtchen veranschaulicht.

© Biologiezentrum Linz, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Literaturhinweise

AXELROD, D.I. (1958): Evolution of the Madro -Tertiary Geoflora. - Bot. Rev. 24, 433-509, New York.

— (1959): Poleward migration of early Angiosperm flora. - Science 130, 203-207.

— (1966): Origin of decidous and evergreen habits in temperate forests. - In: Evolution 20, 1-15, Chicago.

— (1970): Mesozoic Paleogeography and early Angiosperm History. - Bot. Rev. 36, 277-319, Lancester.

— (1972): Ocean-floor spreading in relation to ecosystematic problems. - Symposium on Ecosystematics, Univ. Arkansas Mus. Occas. Paper 4., 15-76.

— (1973): History of the Mediterranean ecosystem in California. - In Mediterr. Type Ecosyst. - Orig. and Structure, 225-277, Berlin.

— (1975): Evolution and biogeography of Madrean -Tethyan sclerophyll vegetation. Ann. Missouri bot. Gard. 62, 280-334.

— (1983): Biogeography of oaks in the Arcto -Tertiary Province. - Ann. Missouri Bot. Gard. 70, 629-657.

CRANE, P.R. (1987): Vegetational consequences of the angiosperm diversification. - In: The origins of Angiosperms and their biological consequences, 107-144, Cambridge (UK). (Hier weitere wichtige Literatur zur Mittleren Kreide)

DABER, R. (1990): Zur Paläogeographie und Biologie von *Weichselia reticulata* im Hauterive-Barreme (Unterkreide). - Feddes Repert. 101, 319-331, Berlin.

DOYLE, J.A. (1977): Patterns of evolutions in early angiosperms. - In: Patterns of evolution as illustrated by the fossil record, 501-546, Amsterdam.

— & L.J. HICKEY (1976): Pollen and leaves from the Mid-Cretaceous Potomac Group and their bearing on early angiosperm evolution. - In: Origin and early evolution of Angiosperms, 139-206, Columbia Univ. Press, New York.

FARABEE, M.J. (1990): Triprojetate fossil pollen genera. - Rev. Palaeobot. Palynol. 65, 341-347, Amsterdam.

FRIIS, E.M. (1973): Upper Cretaceous (Senonian) floral structures of juglandalian affinity containing Normapolles pollen. - Rev. Palaeobot. Palynol. 39, 161-183, Amsterdam.

— & W.L. CREPET (1987): Time of appearence of floral features. - In: The origins of Angiosperms and their biological consquences, 145-179, Cambridge (UK).

GOCZAN, F. & M. JUHASZ (1985): Monosulcate pollen grains of Angiosperms from Hungarian Albien Sediments I. Acta Bot. Hung. 30, 289-319, Budapest.

GRAHAM, A. (1972): Floristics and paleofloristics of Asia and Eastern North America. - Amsterdam.

HERNGREEN, G.F.W. & A.F. CHLONOVA (1981): Cretaceous microfloral provinces. - Pollen et Spores 23, 441-555, Paris.

HICKEY, L.J. & J.A. DOYLE (1977): Early Cretaceous fossil evidence for angiosperm evolution. - Bot. Rev. 43, 3-104, New York.

JARZEN, D.M. (1977): *Aquilapollenites* and some santalalean genera. A botanical comparision. - Grana 16, 29-39, Stockholm.

KEDVES, M. (1985): The present day state of Upper Cretaceous palaeophytogeography on palynological evidence. - Acta Biol. Szeged 31, 115-127, Szeged (Hungary).

KEMPER, E. (1988): Das Klima der Kreide-Zeit. - Geol. Jb. A 96, 5-186, Hannover.

KIRCHHEIMER, F. (1956): Die Laubgewächse der Braunkohlenzeit. - Halle.

KRUTZSCH, W. (1989): Paleogeography and historical phytogeography (paleochorology) in the Neophyticum. - Pl. Syst. Evol. 162, 5-61, Wien.

— (1991): Gliederung, Verbreitung und Entstehung der Gattung *Rhododendron*. - Feddes Repert. 102, 11-28, Berlin.

© Biologiezentrum Linz, Austria; download unter www.biologiezentrum.at

— (1991/1 [1992 im Druck]: Evolutionsetappen der Angiospermen als Synthese geologischer und klimatologischer Fakten. - In: Höhere Pflanzen der geologischen Vergangenheit. Tagung zu Ehren des 100. Geburtstages von Walter Zimmermann (Tübingen) 1892-1980. - Mus. f. Naturkde. Humb. Univ. Berlin. Paläontolog. Mus. - Wiss. Z. Humboldt-Univ. Berlin, Math.-Nat.

— (1992, im Druck): Paläobotanische Klimagliederung des Alttertiärs (Mitteleozän bis Oberoligozän) in Mitteldeutschland und das Problem der Verknüpfung mariner und kontinentaler Gliederungen (klassische marine Biostratigraphien — paläobotanische, ökologische Klimastratigraphie — Evolutions-Stratigraphie Vertebraten). - N. Jb. Geol. Paläont. Beihefte, Stuttgart.

— & B. PACLTOVA (1988): Paleophytogeography of the *Normapolles* and *Triprojectacites* (*Aquilapollenites*) groups in the Upper Cretaceous and Lower Tertiary. - J. Palynology 23-24, 217-223, New Dehli (India).

MAI, D. (1961): Über eine fossile Tiliaceen-Blüte und tilioiden Pollen aus dem deutschen Tertiär. Geologie 10, Bh. 32, 54-93, Berlin.

— (1980): Zur Bedeutung von Relikten in der Florengeschichte. In: 100-Jahre Arboretum (1879 1979), 281-307, Berlin.

— (1989): Development and regional differentiation of the European vegetation during the Tertiary. - Pl. Syst. Evol. 162, 79-91, Wien.

MANCHESTER, S.R. (1989): Early History of the Juglandaceae. - Pl. Syst. Evol. 162, 231-250, Wien.

MELVILLE, R. (1981): Vicarious plant distribution and paleogeography of the Pacific Region. - In: Vicariance Biogeography: A Critique, Cap. 6 - Colombia Univ. Press, 238-274, New York.

MARTIN, H. (1977): The History of *Ilex* (*Aquifoliaceae*) with special reference to Australia: Evidence from Pollen. - Austr. J. Bot. 25, 655-673.

MULLER, J. (1970): Palynological evidence on early differentiation of Angiospermes. Biol. Rev. 45, 417- 450, New York.

— (1981): Fossil Pollen records of extant Angiosperms. - Bot. Rev. 47, 1-147, New York.

PIERCE, R.L. (1961): Lower Upper Cretaceous plant microfossils from Minnesota. Bull. geol. Surv. Univ. Minnesota 42, 1-81, Minneapolis.

RAVEN, P.H. & D.I. AXELROD (1974): Angiosperm biogeography and past continental movements. - Ann. Missouri Bot. Gard. 61, 539-673, St.Louis.

— & — : Origin and relationships of the California Flora. - Univ. Calif. Publ. Bot.

RETALLACK, G.J. & D.L. DILCHER (1986): Cretaceous Angiosperm Invasion of North America. Cretac. Res. 7, 227-252, London.

RÜFFLE, L. & H. KNAPPE (1977): Entwicklungsgeschichtliche und ökologische Aspekte zur Oberkreideflora, besonders einiger *Fagaceae* (*Hamamelididae*). - Z. Geol. Wiss. 5, 269-303, Berlin.

— & — (1988): Ökologische und paläogeographische Bedeutung der Oberkreideflora von Quedlinburg, besonders einiger *Loranthaceae* und *Monimiaceae*. - Hall. Jb. Geowiss. 13, 49-65, Gotha.

SCHUSTER, R.M. (1976): Plate tectonics and its bearing on the geographical origin and dispersal of Angiosperms. - In: Origin and Early Evolution of Angiosperms, 48-138, New York & London.

SONG, ZHICHEN (1980): General aspects of the floristic regions on Late Cretaceous and Early Tertiary of China. - Paper for the 5th Int. Palynol. Conf., 1-11, London.

SRIVASTAVA, S.K. (1978): Cretaceous Spore-pollen floras. A global evaluation. - Biol. Mem. 3, 1-130.

— (1981): Evolution of Upper Cretaceous phytogeoprovinces and their pollen flora. - Rev. Palaeobot. Palyn. 35, 155-173, Amsterdam.

TAKAHASHI, K. (1990): *Aquilapollenites* and *Normapolles* groups — Their distribution and stratigraphic significance - Bull. Faculty Lib. Arts, Nagasaki Univ., Nat. Sci. 30, 95-132. (hier ausführl. Zitate der neueren chines. Lit.)

TIFFNEY, B.H. (1985): Perspectives on the origin of the floristic similarity between Eastern Asia and Eastern North America. - J. Arnold Arbor. 66, 73-94.

© Biologiezentrum Linz, Austria; Download unter www.biologiezentrum.at

TRÖGER, K. (1978): Probleme der Paläontologie, Biostratigraphie und Paläogeographie oberkretazischer Faunen (Cenoman-Turon) Westeuropas und der Russischen Tafel. - Z. geol. Wiss. 6, 557-570, Berlin.

VADOIS-MIEJA, N. (1988): Un nouveau genre de fruit fossile de Tiliacées des grès à Palmiers (Eocène) de l'Ouest de la France. - Tertiary Res. 9, 31-44.

VAKHRAMEEV, V.A., DOBRUSKINA,I.A., MEYEN,S.V. & E.D.ZAKLINSKAJA (1978): Paläozoische und mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie dieser Zeit. - Jena.

WALTER, H. (1962): Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. Band I: Die tropischen und Subtropischen Zonen. - Jena.

ZHU ZUNGHAO, WU LIYU, XI PING, SONG ZHICHEN & ZHANG YIYONG: A research on Tertiary Palynology from the Qaidam Basin, Qinghai Province. - Petrol. Industry Press. (in Chinesisch mit engl. Abstract)

Adresse des Autors: Prof. Dr. WILFRIED KRUTZSCH, Paläontologische Abteilung des Museums für Naturkunde der Humboldt-Universität, Invalidenstraße 43, O-1040 Berlin, BRD.